云 南 植 物 研 究 2001，23（4）：433～438
Acta Botanica Yunnanica

沙地柏叶型变化的生态意义※

何维明，张新时
（中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室，北京 100093；
北京师范大学资源科学研究所；环境演变与自然灾害教育部重点实验室，北京 100875）

摘要：沙地柏（*Sabina vulgaris*）的叶包括刺叶和鳞叶两种类型。本文探讨沙地柏刺叶与鳞叶的结构和功能差异的生态意义。结果表明：（1）刺叶的角质层厚度、表皮细胞大小、叶肉细胞表面积和维管束大小都显著小于鳞叶；（2）刺叶的组织密度和失水系数都明显大于鳞叶；（3）刺叶的净光合速率、蒸腾速率和胞间 CO_2/大气 CO_2 比都显著大于鳞叶，而前者的水分利用效率显著低于后者。这些结果指示：沙地柏刺叶的光合产物积累和水分丧失量大于鳞叶，但前者的抗旱保水性、耐辐射能力和水分利用效率都低于后者。刺叶与鳞叶的结构和功能差异表明：沙地柏叶型变化在一定程度上具有适应意义。

关键词：沙地柏；刺叶和鳞叶；结构与功能；叶型变化；生态意义
中图分类号：Q 948　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2001)04－0433－06

Ecological Significance of Change of Leaf Form in *Sabina vulgaris*

HE Wei－Ming，ZHANG Xin－Shi
(*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology*，*Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100093，China；*Institute of Resources Science*，*Beijing Normal University*；*Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster*，*the Ministry of Education of China*，Beijing 100875，China)

Abstract：*Sabina vulgaris* has two types of leaves (i. e. spine and scale leaves). This study examined the differences in structure and function between spine and scale leaves，and hence their ecological significance of change of leaf form in the species. (1) The spine leaves had smaller cuticle thickness，epidermis cell size，mesophyll cell surface area，and vascular bundle size than the scale leaves. (2) Both tissue density and coefficient of water loss were higher in the spine leaves than in the scale leaves. (3) The spine leaves had higher net photosynthesis rate，transpiration rate，and the ratio of substomatal CO_2 concentration to atmospheric CO_2 concentration than the scale leaves，but water use efficiency (WUE) was lower in the former than in the latter. Our results suggest that spine leaves had higher photosynthesis product accumulation and water loss than scale leaves，but both resistant－drought and resistant－radiation abilities and WUE were just opposite. Therefore，spine and scale leaves have different structure and function，which allows this species to adapt different environments.

Key words：*Sabina vulgaris*；Spine and scale leaves；Structure and function；Change of leaf form；Ecological significance

---

※ 基金项目：中国科学院资源与生态环境研究重大项目（KZ951－B1－108）资助
收稿日期：2000－11－28；2001－02－20 接受发表
作者简介：何维明（1970—）男，博士，主要从事植物生态学和全球变化的研究。

沙地柏（*Sabina vulgaris*）是半干旱毛乌素沙化草地的一种优势常绿灌木，对水分短缺、养分贫瘠的沙地环境具有较强的适应性（张新时，1994）。在自然界，沙地柏的叶形态随生长阶段和环境条件发生变化。例如，沙地柏幼苗以刺叶为主，成熟或过熟沙地柏则以鳞叶为主；在水分条件优越的小生境中，即使成熟沙地柏仍然是以刺叶为主；匍匐茎上刺叶比例通常大于直立茎。这些形态变化可能导致相应的生理改变。

叶是植物与外界环境发生物质和能量交换的器官。虽然叶捕获光能和 CO_2 分子及生物物理过程极其保守，但在较高组织层次具有极大的多样性（Press，1999）。叶形态、空间排列随物种和环境的变化就是人们熟悉的例子。例如，荒漠植物的叶形态随季节变化、叶片改变取向获取光和 CO_2、常绿植物叶的比叶面积小于落叶植物等（Smith & Noble，1997；Smith 等，1997；Eamus，1999）。本文的目的是揭示沙地柏刺叶与鳞叶的结构和功能差异的生态意义。

1　材料和方法

1.1　研究物种和地点

沙地柏系柏科（Cupressaceae）常绿灌木，是一种具有代表性的木本克隆植物（何维明，2000）。主要分布在温带大陆性干旱半干旱区，在中国天然分布于青海、新疆、甘肃、宁夏、内蒙古等地海拔 1＊！100～2＊！800 m 地区（中国植物志编委会，1978）。研究地点位于内蒙古毛乌素沙地乌审旗图克苏木（109°2′～109°17′E，38°57′～39°1′N，1＊！200～1＊！350 m）。该地区年均降水 360 mm，80%的降水集中于 6 月中旬至 9 月中旬，年均蒸发量 2 300 mm，湿润度 0.3；年均气温 6.4℃，1 月份平均气温 －11.4℃，7 月份平均气温 21.4℃（姚洪林等，1992）。

1.2　气体交换

1998 年 7 月 19 日，在固定沙地上挑选大小相近的 4 株沙地柏作为供试植株，用 LCA－4 型光合仪分别测定供试植株上刺叶和鳞叶的净光合速率（net photosynthesis rate，Pn）、蒸腾速率（transpiration rate，E）、气孔导度（stomatal conductance，g_s）、胞间 CO_2 浓度（sub-stomatal CO_2 concentration，Ci）和大气 CO_2 浓度（atmospheric CO_2 concentration，Ca）。同年 8 月，用 LCA－4 型光合仪测定 3 年生和 5 年生幼苗上刺叶的光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度。水分利用效率（water use efficiency，WUE）$= P_n/E$（Gibson，1998）。

1.3　水分特征

1998 年 7 月 22 日，在供试植株上分别摘取 15 片刺叶和鳞叶放入事先装有湿纱布的塑料袋中，带回室内用电子分析天平（精度为 0.0001 g）称鲜重；随后将叶放入水中饱和 24 h，第 2 天用电子分析天平称其饱和重；然后将叶放在室温下自然干燥，每 24 h 称量一次质量，直至叶质量基本保持不变；最后放入 85℃干燥箱烘至恒重。整个失水过程可以产生失水量对时间的曲线。水分饱和亏缺（water saturation deficit，WSD）＝（SLW－FLW）/（SLW－DLW）（Beadle 等，1993），组织密度（tissue density，TD）＝DLW/SLW（Wright 等，1999），其中，SLW、FLW 和 DLW 分别为饱和叶重、鲜叶重和干叶重；失水系数（coefficient of water loss，k）为失水曲线的斜率，k 值越大，叶片保水力越差。

1.4 结构特征

1998 年 8 月下旬，从测定过气体交换的沙地柏植株上摘 15 个小枝，带回室内取下刺叶和鳞叶，用游标卡尺（精度为 0.01 mm）测定叶长度和宽度，由经验方程求得叶面积。将叶放入 85℃ 干燥箱烘至恒重，用电子分析天平称干重。比叶面积（specific leaf area，SLA）= A/DLW，其中，A 和 DLW 分别为叶面积和干叶重。

1998 年 9 月上旬，从测定过气体交换的沙地柏植株上采集 10 个小枝，放入 FAA 固定液中。随后完成切片和显微观察，具体操作见文献（李正理，1996）。用 CARL ZEISS 显微镜观测叶厚度、角质层厚度、叶肉细胞大小、表皮细胞大小和维管束大小。

1.5 数据分析

刺叶与鳞叶的结构和功能比较以及 3 年生实生苗上刺叶与 5 年生实生苗上刺叶的比较均仅涉及两个组，因此采用 T 检验（T－test）（Excel 97）。

2 结果

2.1 结构和水分特征

从表 1 可知：沙地柏刺叶与鳞叶的比叶面积和叶片厚度均无显著差异，但两者的角质层厚度、表皮细胞大小、叶肉细胞表面积和维管束大小都存在显著差异，而且四者随沙地柏叶型变化的格局相同。就刺叶与鳞叶的水分特征（表 2）而言，除水分饱和亏缺外，刺叶的组织密度和失水系数都显著大于鳞叶。就发生显著变化的结构和水分特征而言，两者随叶型变化的趋势恰好相反（表 1 和表 2）。

表 1　刺叶与鳞叶的结构比较（平均值 ± 1 标准误（n = 9））

Table 1　Comparison of anatomy between spine and scale leaves (mean ± 1 SE (n = 9))

叶型 Leafform	比叶面积 SLA ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	叶片厚度 BT (μm)	角质层厚度 CT (μm)	表皮细胞大小 ECS (μm)	叶肉细胞表面积 MCSA (μm^2)	维管束大小 VBS (μm)
刺叶 Spine leaf	50 ± 2^a	420 ± 6^a	3.7 ± 0.3^b	12.5 ± 0.7^b	4186 ± 551^b	82 ± 2^b
鳞叶 Scale leaf	52 ± 3^a	410 ± 18^a	6.7 ± 0.4^a	14.5 ± 0.5^a	5700 ± 463^a	273 ± 8^a

SLA = specific leaf area，BT = blade thickness，CT = cuticle thickness，ECS = epidermis cell size，MCSA = mesophyll cell surface area，VBS = vascular bundle size. 相同字母表示差异不显著（$p > 0.05$），不同字母表示差异显著（$p < 0.05$）. The values sharing the same letter are not significantly different ($p > 0.05$), the values with different letters are significantly different ($p < 0.05$).

表 2　刺叶与鳞叶的水分特征（平均值 ± 1 标准误（n = 15））

Table 2　Comparison of hydraulic traits between spine and scale leaves (mean ± 1 SE (n = 15))

叶型 Leaf form	组织密度 Tissue density	水分饱和亏缺 Water saturation deficit	失水系数 Coefficient of water loss
刺叶 Spine leaf	0.29 ± 0.004^a	0.26 ± 0.01^a	0.89 ± 0.1^a
鳞叶 Scale leaf	0.26 ± 0.006^b	0.25 ± 0.01^a	0.81 ± 0.1^b

相同字母表示差异不显著（$p > 0.05$），不同字母表示差异显著（$p < 0.05$）. The values sharing the same letter are not significantly different ($p > 0.05$), the values with different letters are significantly different ($p < 0.05$).

2.2 气体交换

表 3 为刺叶与鳞叶气体交换的平均值。除气孔导度外，净光合速率、蒸腾速率、水分

利用效率和胞间 CO_2/大气 CO_2 比随叶型不同存在差异。不同生理特征随叶型变化的格局也存在差异。

图 1 显示不同年龄幼苗上刺叶气体交换的日动态。3 年生幼苗上刺叶的蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2/大气 CO_2 比都大于 5 年生幼苗上的刺叶（图 1A、B、C），但水分利用效率则相反（图 1：D），10：00～15：00 之间的差异尤为明显。这些差异表明：3 年生幼苗的水分丧失大于 5 年生幼苗，但前者的水分利用效率和抗旱性小于后者。

表 3　刺叶与鳞叶的气体交换比较（平均值 ± 1 标准误（n = 4））

Table 3　Comparison of gas exchange between spine and scale leaves (mean ± 1 SE (n = 4))

叶型 Leaf form	净光合速率 P_n (μmol.m^{-2}.s^{-1})	蒸腾速率 E (mmol.m^{-2}.s^{-1})	气孔导度 g_s (mol.m^{-2}.s^{-1})	水分利用效率 WUE (mmol.mol^{-1})	胞间 CO_2/大气 CO_2 C_i/C_a (mol.mol^{-1})
刺叶 Spine leaf	3.6 ± 0.1[a]	1.6 ± 0.1[a]	0.020 ± 0.001[a]	1.8 ± 0.1[b]	0.57 ± 0.03[a]
鳞叶 Scale leaf	3.1 ± 0.1[b]	1.2 ± 0.1[b]	0.021 ± 0.001[a]	2.4 ± 0.1[a]	0.19 ± 0.02[b]

相同字母表示差异不显著（$p > 0.05$），不同字母表示差异显著（$p < 0.05$）. The values sharing the same letter are not significantly different ($p > 0.05$), the values with different letters are significantly different ($p < 0.05$).

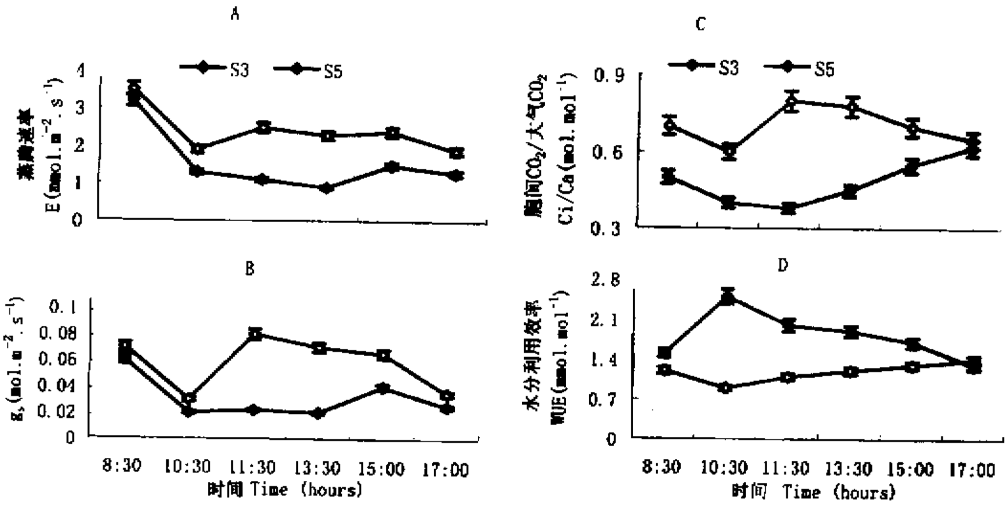

图 1　不同年龄幼苗上刺叶的气体交换特征（平均值 ± 1 标准误（n = 3））

Fig 1　Gas exchange of spine leaves of the seedlings with different ages (mean ± 1 SE (n = 3))

S3 = 3 年生幼苗，S5 = 5 年生幼苗

3　讨论

由于比叶面积与叶对生物量的利用效率密切有关，因此，沙地柏刺叶与鳞叶比叶面积的无差异（表 1）意味着两者对叶生物量的利用效率相近。角质层和表皮细胞作为叶片的保护结构，对降低水分丧失、抵御强光环境具有重要作用；表皮细胞随环境胁迫的增强而增厚（Strauss－Debenedetti 等，1994；Rocas 等，1997）。角质层厚度和表皮细胞大小的差异（表 1）表明：鳞叶的抗旱性强于刺叶。叶肉细胞表面积越大，单个叶肉细胞的光合潜力就越大。鳞叶的叶肉细胞表面积大于刺叶（表 1），因而前者单个叶肉细胞的光合潜力大于后者。维管束大小反映水分输导组织的发达程度。维管束大小的差异（表 1）表明：鳞

叶的水分输导潜力大于刺叶。组织密度越大，抗旱力越低（Wright 等，1999），叶片的保水力随组织密度和失水系数的增大而减小。因此，刺叶与鳞叶的水分特征差异（表 2）表明：刺叶的保水力小于鳞叶。

刺叶的净光合速率和蒸腾速率都显著大于鳞叶（表 3），既表明前者在白天的光合产物积累和水分丧失大于后者，也表明刺叶的高光合速率是以高水分丧失为代价实现的；鳞叶的水分利用效率大于刺叶（表 3），因而鳞叶对水分资源的利用比刺叶更加有效。胞间 CO_2/大气 CO_2 比值越小，叶片的生理抗旱性越强，比值越大，生理抗旱性越小（Saitoh 等，1995）。刺叶的胞间 CO_2/大气 CO_2 比大于鳞叶（表 3），因而前者的生理抗旱能力小于后者。

实验结果表明：沙地柏刺叶与鳞叶的结构、水分和生理特征存在很大差异。这些差异指示：沙地柏刺叶与磷叶在抗旱保水性、耐强光辐射能力、资源利用效率等方面的确存在不同程度的差异。

辐射强烈、降水短缺是毛乌素沙地的基本气候特征（张新时，1994）。虽然沙地柏的叶有刺叶和鳞叶两种类型，但自然条件下毛乌素沙地的沙地柏仍以鳞叶为主。这种状况主要与鳞叶的抗旱性、保水力、水分利用效率、抗强光胁迫能力等都高于刺叶有关。结构和功能上的差异赋予了沙地柏鳞叶具有更强的忍耐缺水和强光环境的能力。这有利于沙地柏在半干旱沙地环境中的长期生存。

野外调查表明，沙地柏实生苗常常生长在郁蔽的母株周围。由于母株周围的水分资源较为充足，光照较弱，因而利于幼苗生长。虽然刺叶的蒸腾速率较高，水分丧失较多，但它的净光合速率较高，光合产物的积累较多，能更好满足幼苗快速生长的需要。更重要的是，环境可以提供充足的水分以满足较高蒸腾的需要。3 年生幼苗与 5 年生幼苗气体交换的差异（图 1）表明：随着年龄的增长，幼苗刺叶的蒸腾速率和气孔导度减小，而抗旱性和水分利用效率则提高。

在水分充足的小生境中，沙地柏成株仍以刺叶为主；匍匐茎上刺叶比例常常大于直立茎。这些现象主要与生境中的水分资源状况有关。匍匐茎常常具有丰富的不定根，从而使匍匐茎上枝叶的水分环境优越于直立茎（何维明，2000）。因此，无论是水分条件优越的小生境还是匍匐茎，它们都能提供相对充足的水分资源，满足较高蒸腾的需要。并且，较高水分丧失可换回较高光合产物积累，这有利于植株的生长和繁殖。

〔参 考 文 献〕

何维明，2000. 切断匍匐茎对沙地柏子株生长和资源利用效率的影响［J］. 植物生态学报，**24**：391—395

李正理，1996. 植物组织切片学［M］. 北京：北京大学出版社，1—28

姚洪林，魏成泰，廖茂彩，1992. 内蒙古毛乌素沙地开发整治研究中心概况. 见：王家祥，姚洪林，魏成泰. 毛乌素沙地开发整治研究中心研究论文［M］. 呼和浩特：内蒙古大学出版社，1—8

张新时，1994. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式［J］. 植物生态学报，**18**：1—16

中国植物志编委会，1978. 中国植物志第 7 卷［M］. 北京：科学出版社，359—360

Beadle C L，Ludlow M M，Honeysett J，1993. Water relations. In：Hall E O，Scurlock J M O，Bolhar - Norderkampf H R (eds). Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A Field and Laboratory Manual［M］. London：Chapman & Hall. 113—128

Eamus D，1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics [J]. *TREE*，**14**：11—16

Gibson A C，1998. Photosynthetic organs of desert plants [J]. *BioScience*，**48**：911—920

Press M C，1999. Research review：The functional significance of leaf structure：a search for generalizations [J]. *New Phytol*，**143**：213—219

Rocas G，Barros C E，Scarano F R，1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triponervia*（Euphorbiaceae）under distinct light regimes in a Brazilian montane rain forests [J]. *Trees*，**11**：469—473

Saitoh K，Kikuiri M，Ishihara K，1995. Relationship between leaf movement of trifoliolate compound leaf and environment factors in the soybean canopy [J]. *JapJ Crop Sci*，**64**：259—265

Smith W K，Noble P S，1997. Influences of seasonal changes in leaf morphology on water - use efficiency for three desert broadleaf shrubs [J]. *Ecology*，**58**：1033—1043

Smith W K，Vogelmann T C，Delucia E H，*et al*，1997. Leaf form and photosynthesis [J]. *BioScience*，**47**：785—793

Strauss - Debenedetti S，Berlyn G P，1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different succession status [J]. *Am J Bot*，**81**：1582—1591

Wright I J，Westoby M，1999. Differences in seedling growth behaviour among species trait correlations across species，and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients [J]. *J Ecol*，**87**：85—97

※　※　※　※　※　※　※　※　※　※

《云南植物研究》召开第四届编委会会议

2001年9月26日《云南植物研究》第四届编委会召开编委扩大会议。除省内编委参加外，还邀请到了《植物生理学报》主编许大全研究员，并邀请了主办单位昆明植物研究所各研究室主任参加。会议由植物所计划外事处长杨永平主持，主编吴征镒院士、所长郝小江及副所长刘培贵到会并发了言。编委们就几个问题展开了热烈的讨论。

主编、副主编的务实问题：由主编提议，编委一致认为，主编要务实，并真正对刊物负责。副主编要确实负起其责，不能讲形式，所一级领导不一定要挂副主编名。

编委的职责和组成：编委要履行其责任，关心刊物的发展。加大年轻编委的的力量，充分发挥年轻人的作用。尽量争取国际编委的加盟，提高刊物的知名度。

刊物面临的危机：刊物在过去的几年里取得了一定的成绩，但随着期刊的发展和不断国际化，以及SCI的冲击，刊物危机感加强。稿源不充分，现有的论文质量不高，很难冲击SCI外围。我刊必须采取一些措施，才有生存的空间。首先刊物应准确定位，期刊首先定位不能办成所刊，应向国际化方向努力。刊物过去的特色不能放弃，但也要注重新的学科；稿件质量控制要采取一些措施，昆明植物所在制定政策时，对发表于本刊物上的文章稍作一定的倾斜；在体制上要实行激励机制，提高审稿费、稿费。加强编辑部的队伍建设；在经费允许的条件下，提高印刷质量。多增加刊物的栏目，形式多样化。缩短出版周期。

整个会议过程中，编委们进行了热烈的讨论，对《云南植物研究》今后的发展提出了许多宝贵的意见和建议，这将促进我们今后工作的开展。这次会议将对刊物的发展起到极大的推动作用。